



Reservorios de vegetación: ¿cuántos y cómo?

Diego Griffon; María Josefina Hernández

Laboratorio de Evolución y Ecología Teórica, Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Paseo Los Ilustres, Los Chaguaramos, Apartado Postal 47058, Caracas 1041, Distrito Capital, Venezuela.
diego.griffon@ciens.ucv.ve; mariaj.hernandez@ciens.ucv.ve

Recibido: 10-05-2016

Aceptado: 08-09-2016

RESUMEN

En este trabajo se estudia, en una aproximación teórica, las características generales que debe tener una red de reservorios de vegetación (parches) para que ésta pueda servir de fuente de controladores biológicos. Para esto se utiliza el Modelo de Función de Incidencia, con base en el cual se establecen las características generales que debe tener una red en cuanto al número, tamaño y ubicación espacial de los diferentes parches, de manera que estos tengan altas probabilidades (incidencias) de albergar controladores biológicos. En este sentido, las simulaciones efectuadas muestran que bastan sistemas de aproximadamente 10 parches (equivalentes en su conjunto a 5% del área total en evaluación) para obtener incidencias promedio cercanas al 50% y que el factor fundamental a tomar en cuenta es la heterogeneidad en el tamaño de los parches.

Palabras clave: Manejo ecológico de plagas, biodiversidad asociada, metapoblaciones.

Vegetation reservoirs: how many and how?

Abstract

In this work is studied, in a theoretical approach, the general characteristics that a network of vegetation reservoirs (patches) must have so that it can be a lasting source of biological control agents. For this goal, the Incidence Function Model is used to establish the key features that a network must have in terms of number, size and spatial location of the patches, for they to have a high probability (incidence) of holding biological controllers. In this sense, the simulations show that systems of about 10 patches (equivalent as a whole to 5% of the total area evaluated) are enough to generate average incidences near 50% and that the fundamental factor to consider is heterogeneity in patches size.

Keywords: Ecological pest management, associated biodiversity, metapopulations

INTRODUCCIÓN

"How many extraordinary phenomena like this, so foreign to human comprehension, might lie concealed in space?"

Stanislaw Lem, 2014

En el interior de todo agroecosistema se encuentra un conjunto de organismos que conviven con los cultivos, estos son conocidos como biodiversidad asociada (Vandermeer y Perfecto, 1995). La identidad de estos organismos está determinada por la interacción entre los cultivos (biodiversidad planificada) y la biodiversidad presente en las áreas silvestres circundantes (Vandermeer y Perfecto, 1995; Altieri *et al.*, 2005).

La configuración particular de la biodiversidad asociada es un elemento clave en el manejo ecológico de plagas (Vandermeer, 1989; Griffon, 2008, 2009; Rusch *et al.*, 2010; Letourneau *et al.*, 2011; Straub *et al.*, 2013), en particular los controladores biológicos representan la fuente más importante de mortalidad natural de fitófagos (Cornell y Hawkins, 1995) y dentro de estos los insectos (particularmente los parasitoides) son los más significativos (Cornell y Hawkins, 1995; Hawkins *et al.*, 1997). Para que este control sea efectivo es necesaria la ocurrencia de una compleja red de interacciones ecológicas entre los organismos presentes en el agroecosistema (Vandermeer, 1989; Griffon y Torres-Alruiz, 2008; Rusch *et al.*, 2010; Tscharnkte *et al.*, 2012; Straub *et al.*, 2013; Griffon y Hernández, 2014, ver también Martin *et al.*, 2013), lo que obligatoriamente involucra la presencia de una rica agrobiodiversidad asociada (Vandermeer, 1989; Rusch *et al.*, 2010; Tscharnkte *et al.*, 2012; Straub *et al.*, 2013).

Para lograr una compleja red de interacciones en el agroecosistema se necesita, por un lado, un diseño predial que propenda a la entrada en el sistema de controladores biológicos (e.g., incluyendo en el diseño corredores de flores) (Altieri *et al.*, 2005; Ponti *et al.*, 2007) y por otro, la existencia de fuentes de organis-

mos (*i.e.*, áreas silvestres) cercanas y con una complejidad interna lo suficientemente grande como para poder proveer al agroecosistema de los agentes de control necesarios (Vandermeer, 1989; Rusch *et al.*, 2010; Tscharnkte *et al.*, 2012).

En este sentido se ha planteado (Tscharnkte *et al.*, 2002; Rusch *et al.*, 2010; Tscharnkte *et al.*, 2012) que se debe considerar en los predios agrícolas la presencia de áreas (*i.e.*, reservorios de vegetación) que sirvan como fuente de estos organismos. Sin embargo, cuando el área disponible para la agricultura es limitada, evidentemente se plantea un dilema con respecto al uso de la tierra (Mcintyre, 1994; Landis *et al.*, 2000; Vandermeer y Perfecto, 2007; Cunningham *et al.*, 2013.). La resolución de este dilema, entre otras cosas, implica establecer el tamaño, número y ubicación de estos reservorios de vegetación (ver evidencia empírica en: Landis *et al.*, 2000; Batáry *et al.*, 2011; Fahrig *et al.*, 2011; Tscharnkte *et al.*, 2012; Tuck *et al.*, 2014; Fahrig, 2013; Duflo *et al.*, 2015; Fahrig *et al.*, 2015; Jonsson *et al.*, 2015; Rusch *et al.*, 2016).

Numerosos estudios teóricos y aplicados han mostrado que puede ser más conveniente diseñar un conjunto de reservorios de menor tamaño a sólo uno grande, esto último debido al establecimiento de dinámicas metapoblacionales entre las poblaciones presentes en los reservorios (Aberg *et al.*, 1995; Gustafson y Gardner, 1996; Sisk *et al.*, 1997; Cantrell *et al.*, 1998; Delin y Andren, 1999; Vandermeer y Carvajal, 2001; Tejat *et al.*, 2002; Vandermeer y Perfecto, 2007; Alfonzo *et al.*, 2009; Perfecto *et al.*, 2009; Rusch *et al.*, 2010; Griffon *et al.*, 2010; Batáry *et al.*, 2011; Griffon y Hernández, 2014). Una metapoblación es un conjunto de poblaciones locales que intercambian individuos a través de eventos de migración (Levins, 1969). El estudio (teórico y empírico) de poblaciones dispuestas de forma heterogénea en el espacio (*i.e.*, metapoblaciones) ha mostrado que estas presentan mayores tiempos de persistencia que poblaciones de caracterís-

ticas similares ubicadas en ambientes homogéneos (Levins, 1969; Hanski y Gilpin, 1997; Hanski, 1999).

En este trabajo, mediante un acercamiento teórico basado en la evaluación numérica de modelos matemáticos metapoblacionales, se estudia el efecto que tienen el número, tamaño y ubicación espacial de las subpoblaciones sobre la persistencia del sistema. Esto como un intento de ofrecer un basamento teórico al cúmulo de información empírica que se ha obtenido en esta área del conocimiento agroecológico y además brindar elementos cualitativos generales que sirvan de guía a la hora de realizar diseños de reservorios de vegetación en agroecosistemas. El sistema general aquí estudiado está compuesto por redes de reservorios de vegetación (localidades donde habitan las subpoblaciones de controladores, también llamadas parches) rodeados de una matriz a través de la cual se comunican las subpoblaciones por migración. Es decir, aquí se evalúa el efecto que tiene la topología espacialmente explícita de redes de reservorios sobre la dinámica metapoblacional.

Los sistemas en estudio representan redes de reservorios de vegetación rodeados por sistemas agrícolas (matriz). Se evalúan las redes de parches bajo dos escenarios contrastantes de manejo agronómico de la matriz: convencional y agroecológico. Es decir, sistemas en los que se hace uso intensivo de insecticidas químicos sintéticos y otros en los cuales no se utilizan estos productos. Es importante resaltar que la aproximación utilizada en este trabajo sólo toma en cuenta las dinámicas que se establecen entre los parches (*i.e.*, en sentido estricto el modelo supone que los organismos no se alimentan en la matriz). A los parámetros que representan aspectos biológicos en el modelo se le asignan valores tomados de la bibliografía especializada en metapoblaciones de insectos. Los sistemas se comparan en términos de la probabilidad de encontrar en cada parche subpoblaciones de insectos. Lo cual es una vía indirecta de evaluar el posible control

biológico que los diferentes arreglos espaciales de los sistemas de parches promueven (Tschamtké *et al.*, 2012), bajo el supuesto de que algunos de los insectos presentes en los parches, en ciertos sistemas, pudieran ejercer el rol de controladores biológicos (Rusch *et al.*, 2010).

El objetivo de estos experimentos computacionales es evaluar el efecto del tamaño del sistema (número de parches) y de sus características espaciales (tamaño de los parches y distancia entre ellos) en los niveles de incidencia de poblaciones hipotéticas de insectos. Se entiende por incidencia la probabilidad de que un parche particular esté ocupado por una subpoblación en un instante de tiempo dado (Hanski y Gilpin, 1997).

Metodología

1- Modelo de Función de Incidencia

Para realizar la investigación que aquí se presenta, se efectuaron simulaciones computacionales utilizando el Modelo de Función de Incidencia (MFI) propuesto por Hanski (1994a). El MFI es rutinariamente utilizado para estudiar metapoblaciones (particularmente de insectos), lo que ha permitido contrastarlo con un gran cúmulo de evidencia empírica (Moilanen, 2004). En específico, aquí se utiliza este modelo ya que toma en cuenta con gran detalle las particularidades que afectan el proceso de migración (Hanski, 1994a; 1994b; 1998, 1999; Hanski *et al.*, 1996; Hanski y Gilpin, 1997; Moilanen, 2004). El MFI es un modelo espacialmente explícito (Hanski y Gilpin, 1997), en donde existen parámetros y variables que específicamente toman en cuenta la calidad de la matriz, la distancia entre los parches, el tamaño de los parches y las probabilidades de éxito de las migraciones (Moilanen, 2004).

El MFI permite inferir las dinámicas a largo plazo en sistemas cuyas matrices representan diferentes tipos de manejo agronómico (Griffon *et al.*, 2010). Este modelo pertenece

a la familia de “modelos de parche” de metapoblaciones, en los cuales sólo se considera la presencia o ausencia de la población en cada parche (Hanski y Gilpin, 1997). Técnicamente el MFI se deriva de cadenas de Markov de primer orden. Según este modelo (Hanski, 1994a; 1999; Hanski *et al.*, 1996; Moilanen, 2004) las tasas de colonización y extinción son constantes, y específicas de cada parche. La probabilidad estacionaria de que un parche J_i esté ocupado (incidencia), viene dada por (Hanski, 1994a):

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i}$$

donde C_i representa la probabilidad de colonización de un parche i , y E_i representa la probabilidad de extinción de un parche i .

Las probabilidades de extinción dependen de las áreas de los parches según la expresión (Hanski, 1994a):

$$E_i = \min \left[\frac{\mu}{A_i^x}, 1 \right]$$

donde A_i representa el área del parche i , μ y x son dos parámetros que relacionan la probabilidad de extinción de una subpoblación con el área del parche y características biológicas del organismo en estudio.

La probabilidad de colonización de un parche i , depende de la ubicación espacial de otros parches habitados, así como del área de estos parches, de la siguiente manera (Hanski, 1994a):

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2}$$

donde y es un parámetro de forma del modelo y M_i es el número de inmigrantes que llegan al parche i por unidad de tiempo; esta última cantidad está definida de la siguiente manera (Moilanen, 2004):

$$M_i = A_i^c \sum_{j=1}^n p_j A_j^b e^{-\alpha d_{ij}}$$

donde c es un parámetro que escala la inmigración en función de tamaño del parche i , b es un parámetro que escala la emigración en función de tamaño del parche j , α es otro parámetro asociado a la calidad de la matriz y por lo tanto a la probabilidad de éxito en las migraciones, p_j es igual a 1 para parches ocupados e igual a 0 para los desocupados, A_j es el área del parche j , y d_{ij} es la distancia entre los parches i y j . Todo esto para un número n de parches.

2- Simulaciones

Se evaluó el MFI bajo diferentes condiciones de arreglo espacial de parches (*i.e.*, número, tamaño y ubicación) y de manejo agronómico de la matriz (*i.e.* convencional y agroecológico). A los parámetros del modelo se le asignaron valores con base en información presentada en bibliografía especializada (Hanski, 1994b, Hanski *et al.*, 1996; Moilanen, 2004; Griffon *et al.*, 2010). En este sentido Hanski (1994b), Hanski *et al.* (1996) y Moilanen (2004) en función de información de campo, presentan valores que pueden ser utilizados de forma general para caracterizar el modelo cuando se trabaja con insectos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores de los parámetros del Modelo de Función de Incidencia (MFI).

Parámetro	Valor	Fuente
μ	0.01	Hanski <i>et al.</i> , 1996
x	0.952	Hanski, 1994b; Hanski <i>et al.</i> , 1996
y	4.0	Hanski, 1994b; Hanski <i>et al.</i> , 1996
c	0.3	Moilanen, 2004
b	0.5	Moilanen, 2004
α (agroecológico)	0.855	Griffon <i>et al.</i> , 2010
α (convencional)	3.335	Griffon <i>et al.</i> , 2010

En Griffon *et al.* (2010) se presentan estimaciones hechas en campo sobre la probabilidad de migración (parámetro α) de diferentes grupos de insectos en dos escenarios de ma-

nejo agronómico contrastantes (agroecológico y convencional). Dado que aquí el interés se encuentra en los patrones generales, en este trabajo se utilizan valores de probabilidad de migración que corresponden a promedios de diferentes grupos de insectos en cada tipo de manejo agronómico. De esta manera se asignó al parámetro α un valor en los sistemas agroecológicos y otro en los convencionales (ver Tabla 1).

Para explorar el modelo bajo los diferentes escenarios considerados se realizaron simulaciones utilizando el programa SPOMSIN (Moilanen, 2004), *software* que implementa numéricamente el MFI con base en parametrizaciones hechas *ad hoc*. Estas simulaciones pueden ser entendidas como una exploración parcial de la sensibilidad del modelo (para unos valores particulares de los parámetros) ante las variaciones en el número, tamaño y disposición espacial de los parches.

Las simulaciones fueron realizadas bajo cuatro condiciones (Figura 1): RI) redes regulares en las cuales los parches se distribuyen de forma homogénea en el espacio y cada parche tiene igual tamaño (cada uno equivalente a 0.05% de la superficie total). RD) redes regulares en las cuales los parches se distribuyen de forma homogénea en el espacio, pero los parches tienen diferentes tamaños. En este caso los tamaños de los parches son asignados de forma aleatoria tomándolos de una distribución uniforme que varía en torno a un punto medio cuyo valor coincide con el del tamaño de los parches utilizado en el caso RI. La amplitud de la distribución a cada lado del punto medio, es igual en magnitud al valor del punto medio (es decir, cada uno de los parches puede tomar, con igual probabilidad, valores comprendidos entre 0 y 0,1% del área total). AI) redes en las cuales los parches se distribuyen de forma aleatoria en el espacio y cada parche tiene igual tamaño (cada uno

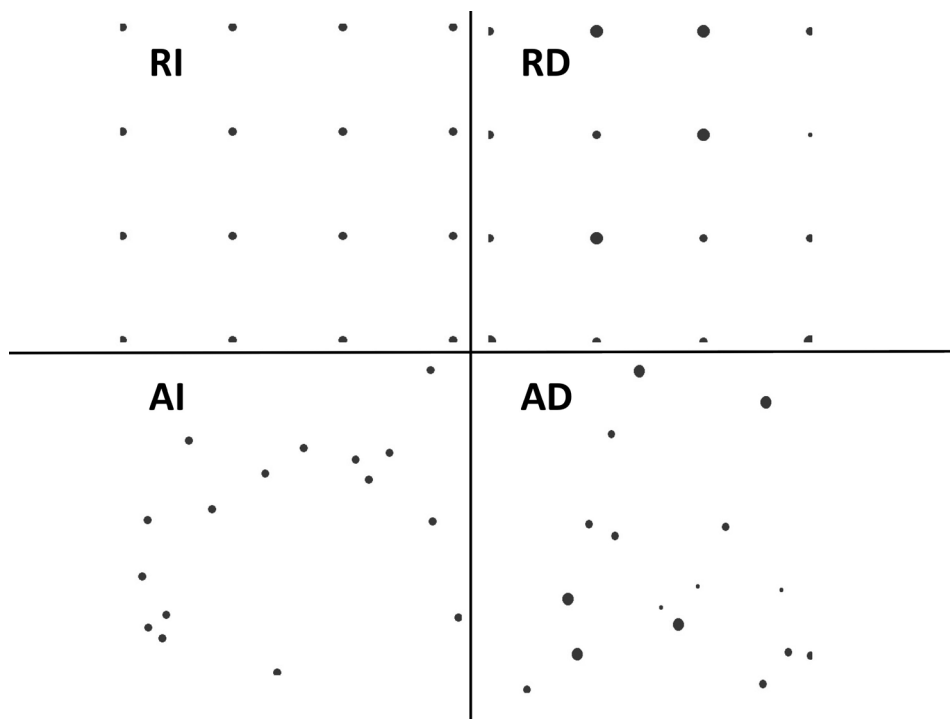


Figura 1. Ejemplos de arreglos espaciales utilizados en las simulaciones. Los círculos representan reservorios de vegetación (parches). **RI:** distribución regular, parches de igual tamaño. **RD:** distribución regular, parches de diferentes tamaños. **AI:** distribución aleatoria, parches de igual tamaño. **AD:** distribución aleatoria, parches de diferentes tamaños.

equivalente a 0.05% de la superficie total). AD) redes en las cuales los parches se distribuyen de forma aleatoria en el espacio y los parches tienen diferentes tamaños, los cuales son asignados de la forma descrita para el caso RD.

Las simulaciones se realizaron bajo dos escenarios que emulan condiciones contrastantes de manejo agronómico de la matriz, las cuales están determinadas por los dos valores del parámetro α utilizados (ver Tabla 1). La proporción inicial de parches habitados en las simulaciones fue 30%. Las corridas se ejecutaron por 1000 iteraciones y se realizaron 100 repeticiones de cada una. Para de esta manera establecer el comportamiento promedio (en base a 100 repeticiones) de la incidencia en los sistemas en el largo plazo (1000 iteraciones). Se realizaron simulaciones de sistemas de 4 a 40 parches.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos en estos experimentos computacionales pueden ser apreciados en la Figura 2. En esta figura se muestra cómo las incidencias promedio (*i.e.*, incidencia promedio de los parches del sistema) se incrementan a medida que aumenta el número de parches. Es también evidente (salvo en algunos casos de sistemas de pocos parches), que el manejo agroecológico permite alcanzar incidencias mayores, aunque es de mencionar que ambos tipos de manejo agronómico no producen repuestas profundamente contrastantes.

En estos resultados se puede apreciar que el factor que realmente introduce diferencias es el tamaño de los parches, donde parches de tamaños desiguales, aun en sistemas pequeños generan altas incidencias promedio. Bajo estas condiciones, 10 parches (equiva-

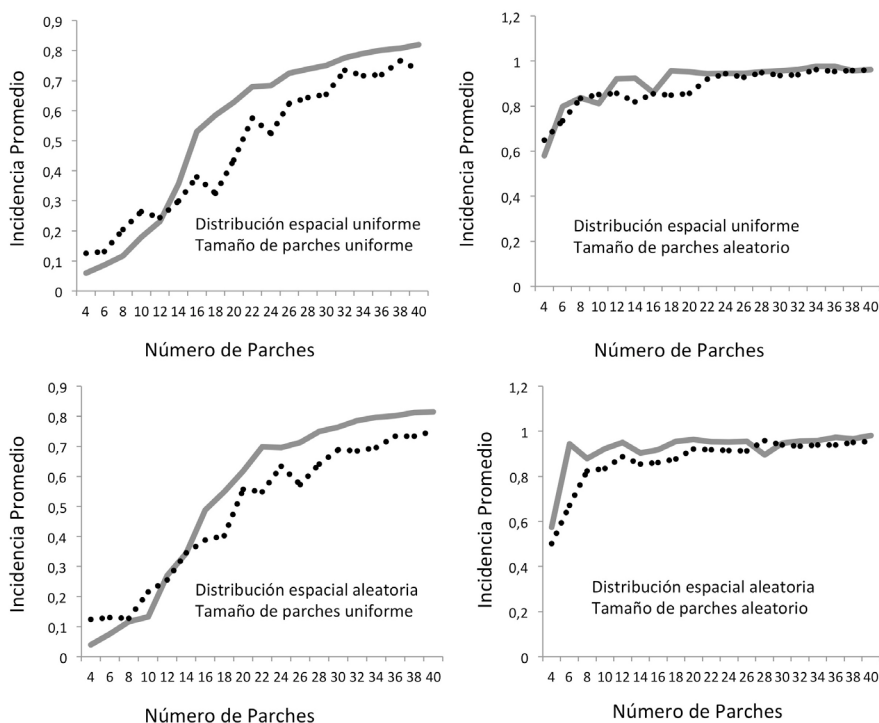


Figura 2: Incidencia promedio en sistemas con matrices agroecológicas (línea gris - continua) y convencionales (línea negra - punteada) bajo las diferentes condiciones de heterogeneidad espacial evaluada. RI: distribución regular, parches de igual tamaño. RD: distribución regular, parches de diferentes tamaños. AI: distribución aleatoria, parches de igual tamaño. AD: distribución aleatoria, parches de diferentes tamaños.

lentes en total a 5% del área evaluada) son suficientes para obtener incidencias cercanas al 50%, y 20 parches (equivalentes a 10% del área total evaluada) permiten alcanzar incidencias de 95% en promedio, resultado consistente con lo encontrado por Tschardt *et al.* (2002) en estudios de campo. Este último valor (95%) pareciera ser la cota superior de la incidencia, ya que la misma no se incrementa aumentando el número de parches.

Una posible explicación para las altas incidencias obtenidas en los sistemas con heterogeneidad en el tamaño de los parches está relacionado con un supuesto del modelo, éste plantea que la probabilidad de extinción de una subpoblación es proporcional al tamaño del parche que habita. Esto último implica que en los sistemas con parches de diferentes tamaños existen diferencias en los tiempos de ocupación, es decir, presentan dinámicas asincrónicas. Se ha reportado que las dinámicas asincrónicas son un factor fundamental para incrementar los tiempos de persistencia en sistemas metapoblacionales (Hanski y Gilpin, 1997). Por lo antes dicho, en este caso se pudieran establecer micro dinámicas tipo “fuente-sumidero” entre parches de gran tamaño y otros más pequeños, donde los pequeños (propensos a la extinción) son reiteradamente recolonizados a partir de los de mayor tamaño. Es importante acotar que en las simulaciones (con heterogeneidad en el tamaño de los parches) el tamaño máximo de un parche es igual a 1% del área evaluada, siendo esta la referencia para establecer cuáles parches se consideran grandes y cuáles pequeños.

Por su parte, no es evidente que el tipo de distribución espacial de los parches tenga un efecto particularmente marcado sobre las incidencias promedio. Sin embargo, en los resultados se aprecia, en términos generales, que los sistemas con distribución aleatoria de parches alcanzan incidencias ligeramente más altas. En este sentido, en el modelo la probabilidad de migración disminuye con la distancia entre los parches, por lo que una distribución

aleatoria de parches implica variación en las probabilidades de migración y por lo tanto en la colonización de parches desocupados. De esta manera se aprecia la posibilidad de que la distribución aleatoria de parches potencie el surgimiento de dinámicas asincrónicas.

DISCUSIÓN

De acuerdo con los resultados obtenidos utilizando el Modelo de Función de Incidencia, no existen requisitos particularmente restrictivos para que, como producto de las dinámicas metapoblacionales, se obtengan altas incidencias en los reservorios de vegetación y que de esta manera los mismos sirvan como fuentes de controladores biológicos. Esto es concordante con evidencia empírica (Tschardt *et al.*, 2002; Rusch *et al.*, 2010; Tschardt *et al.*, 2012)

Los resultados nos sugieren, por un lado, que se deben incorporar parches de diferentes tamaños, y por el otro, que el número de parches necesarios para obtener altas incidencias promedio (95%) no es grande (no mayor en términos totales al 10% del área en evaluación), en concordancia con lo sugerido por Tschardt *et al.* (2012) y por Fahrig, (2013). Con respecto a esto, vale la pena recordar que en nuestros resultados bastan sistemas de aproximadamente 10 parches (equivalentes en total a sólo 5% del área en evaluación) para obtener incidencias cercanas al 50%.

Los resultados presentados parecieran indicar una relación que se satura entre el número de parches y la incidencia promedio (ver Figura 2). Esto apoya parcialmente la teoría de la “Heterogeneidad Intermedia”; teoría en la cual se plantea la existencia de una relación tipo normal (gaussiana) entre el aumento de la heterogeneidad espacial y el control de plagas (Rusch *et al.*, 2010; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Fahrig *et al.*, 2011, Tschardt *et al.*, 2012; Fahrig, 2013; Duflot *et al.*, 2015; Fahrig *et al.*, 2015; Gagné *et al.*, 2015, Jonsson *et al.*, 2015; Rusch *et al.*, 2016), donde el máximo

control se obtiene en paisajes de heterogeneidad espacial intermedia, en comparación con paisajes muy simples o muy complejos (Tscharntke *et al.*, 2012). En el contexto del presente trabajo, este resultado teórico particular nos advierte que pudiera existir un umbral (*i.e.*, 20 parches, equivalentes a 10% del área en evaluación) por encima del cual incrementar el número de parches no tiene efectos sobre la incidencia promedio de la metapoblación y por lo tanto sobre el posible control biológico que a partir de esta se pudiera establecer.

Nuestros resultados sugieren que la ubicación espacial uniforme de los parches no es un factor determinante para obtener altas incidencias, lo que es concordante con lo planteado por Fahrig (2013). Desde un punto de vista estrictamente práctico, este resultado es una buena noticia, dado que en situaciones de campo siempre es más fácil diseñar sistemas de parches que no tengan la restricción de estar uniformemente distanciados (Fahrig *et al.*, 2011; Fahrig, 2013; Dufлот *et al.*, 2015). Esto último permite realizar diseños adaptándose a las particularidades de cada situación de campo.

El razonamiento anterior también aplica para el resultado concerniente al tamaño de los parches, donde el diseño también puede adaptarse a las condiciones de campo. Sin embargo, en este caso hay que tomar en cuenta que deben existir un conjunto de parches grandes (cada uno de un tamaño cercano al 1% del área total de trabajo) que sirvan como fuentes de individuos para la colonización de los parches más pequeños (Landis *et al.*, 2000; Fahrig *et al.*, 2011; Tscharntke *et al.*, 2012; Dufлот *et al.*, 2015).

Finalmente, es importante tomar en cuenta que estos resultados son estrictamente teóricos (cualitativos en lo fundamental) y que no es correcto hacer con ellos extrapolaciones

directas a campo. En este sentido es pertinente establecer mediante ensayos en campo el porcentaje de la superficie de cada predio que debe ser destinado a reservorios de vegetación, así como las características individuales de los parches. Un aporte del presente trabajo es que el diseño de estos experimentos puede ser orientado por los resultados aquí obtenidos.

CONCLUSIONES

Nuestros resultados muestran, desde un punto de vista estrictamente teórico, que el factor que realmente introduce diferencias en las incidencias de las poblaciones hipotéticas estudiadas es la heterogeneidad en el tamaño de los parches. Los resultados igualmente señalan que altas incidencias promedio (95%) pueden ser alcanzadas en sistemas de 20 parches (equivalentes a 10% del área total en evaluación). No se encontró que la disposición espacial de los parches tenga un efecto fuerte, aunque cuando esta es aleatoria se consiguen incidencias mayores. Las redes de reservorios rodeadas por matrices agrícolas bajo manejo agroecológico presentan incidencias promedio ligeramente mayores que aquellas bajo manejo convencional.

Por todo lo antes dicho, se aprecia que no existen requisitos particularmente restrictivos para lograr altas incidencias de potenciales controladores biológicos en redes de reservorios de vegetación. De esa manera la creación de este tipo de redes es una opción que permitiría tener una fuerte de auto-regulación poblacional para el manejo ecológico de plagas (Tscharntke *et al.*, 2002; Tscharntke *et al.*, 2012; Rusch *et al.*, 2010), por lo cual este debería ser un aspecto rutinario a tomar en cuenta en el diseño agroecológico de predios.

BIBLIOGRAFÍA

- Aberg, J.; Jansson, G.; Swenson, J. E.; Angelstam, P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasia bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia*, 103: 265-269.
- Alfonzo, D.; Griffon, D.; Hernandez, M. J. 2009. Consecuencias del manejo agroecológico en la conservación de especies silvestres. *Revista Brasileira de Agroecología*, 4: 1960-1964.
- Altieri, M. A.; Ponti, L.; Nicholls, C. I. 2005. Manipulating vineyard biodiversity for improved insect pest management: case studies from northern California. *International Journal of Biodiversity Science and Management*, 1:1-13.
- Batáry, P.; Báldi, A.; Kleijn, D.; Tscharntke, T. 2011. Landscape moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 1894-1902.
- Cantrell, R.S.; Cosner, C.; Fagan, W.E. 1998. Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation. *Journal of Mathematical Biology*, 37: 491-533.
- Chaplin-Kramer, R.; O'Rourke, M.E.; Blitzer, E.J.; Kremen, C. 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14: 922-932.
- Cornell, H. V.; Hawkins, B. A. 1995. Survival Patterns and Mortality Sources of Herbivorous Insects: Some Demographic Trends. *The American Naturalist*, 145: 562-592.
- Cunningham, S.A.; Attwood, S.J.; Bawac, K.S.; Benton, T.G.; Broadhurst, L.M.; Didham, R.K. 2013. To close the yield-gap while saving biodiversity will require multiple locally relevant strategies. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 173: 20-27.
- Delin, A.E.; Andren, H. 1999. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecology*, 14: 67-72.
- Dufлот, R.; Aviron, S.; Ernoulт, A.; Fahrig, L.; Burel, F. 2015. Reconsidering the role of 'semi-natural habitat' in agricultural landscape biodiversity: a case study. *Ecological Research*, 30: 75-83.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40: 1649-1663.
- Fahrig, L.; Baudry, J.; Brotons, L.; Burel, F. G.; Crist, T. O.; Fuller, R. J.; Siraml, C.; Siriwardena, G. M.; Martin, J. L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14: 101-112.
- Fahrig, L.; Girard, J.; Duro, D.; Pasher, J.; Smith, A.; Javorek, S.; King, D.; Freemark, K.; Mitchell, S.; Tischendorf, L. 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200: 219-234.
- Gagné, S. A.; Eigenbrod, F.; Bertc, D. G.; Cunningtonc, G. M.; Olsonд, L. T.; Smithe, A. C.; Fahrig, L. 2015. A simple landscape design framework for biodiversity conservation. *Landscape and Urban Planning*, 136: 13-27.
- Griffon, D. 2008. Estimación de la biodiversidad en agroecología. *Agroecología*, 3: 25-31.
- Griffon, D. 2009. Evaluación sistémica de agroecosistemas: El índice agroecológico. *Revista de la Sociedad Brasileira de Agroecología*, 4:1881-1885.
- Griffon, D.; Alfonzo, D.; Hernández, M. J. 2010. Sobre el carácter multifuncional de la agroecología: el manejo de la matriz agrícola y la conservación de especies silvestres como sistemas metapoblacionales. *Agroecología*, 5: 23-31.
- Griffon, D.; Hernández, M. J. 2014. Los ecosistemas no bailan sobre la punta de un alfiler: Consecuencias del espacio en el manejo ecológico de plagas. *Agroecología*, 9: 67-78.
- Griffon, D.; Torres-Alruiz, M.D. 2008. On the inherent instability of the monoculture. *Proceedings of the Second Scientific Conference of the International Society of Organic Agriculture Research*, 2: 708-711.
- Gustafson, E.J.; Gardner, R. H. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology*, 77: 94-107.
- Hanski, I. A. 1994a. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 131-135.
- Hanski, I. 1994b. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63: 151-162.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396: 41-49.

- Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford. Oxford University Press. 313 p.
- Hanski, I.; Moilanen, A.; Pakkala, T.; Kuussaari, M. 1996. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conservation Biology*, 10: 578–590.
- Hanski, I.A.; Gilpin, M.E. 1997. *Metapopulation Biology*. Ecology, Genetics and Evolution. Londres. Academic Press. 512 p.
- Hawkins, B. A.; Cornell, H. V.; Hochberg, M. E. 1997. Predators, parasitoids and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78: 2145 - 2152.
- Jonsson, M.; Straub, C. S.; Didham, R. K. Buckley, H. L.; Case, B. S.; Hale, R. J.; Gratton, C.; Wratten, S. D. 2015. Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *Journal of Applied Ecology*. (disponible en línea).
- Landis, D.A.; Wratten, S.D.; Gurr, G.M. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45: 175–201.
- Lem, S. 2014. *The Invincible*. Cracovia. Pro Auctore Wojciech Zemek. 223 p.
- Letourneau, D.K.; Armbrrecht, I.; Rivera, B.S.; Lerma, J.M.; Carmona, E.J.; Daza, M.C.; Escobar, S.; Galindo, V.; Gutiérrez, C.; Duque, S.; López, J.; Acosta, A.; Herrera, J.; Rivera, L.; Saavedra, C.; Torres, A.; Reyes, A. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, 21: 9–21.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15: 237–240.
- Martin, E.A.; Reineking, B.; Seo, B.; Steffan-Dewenter, I. 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 5534–5539.
- Mcintyre, S. 1994. Integrating agricultural land-use and management for the conservation of a native grassland flora in a variegated landscape. *Pacific Conservation Biology*, 1: 236–44.
- Moilanen, A. 2004. SPOMSIM: software for stochastic patch occupancy models of metapopulation dynamics. *Ecological Modelling*, 179: 533–550.
- Perfecto, I.; Vandermeer, J.; Wright, A. 2009. *Nature's Matrix: Linking agriculture, conservation, and food sovereignty*. Londres. Earthscan. 242 p.
- Ponti, L.; Altieri, M.A.; Gutierrez, A. P. 2007. Effects of crop diversification levels and fertilization regimes on abundance of *Brevicoryne brassicae* (L.) and its parasitization by *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) in broccoli. *Agricultural and Forest Entomology*, 9: 209–214.
- Rusch, A.; Chaplin-Kramer, R.; Gardiner, M. M.; Hawro, V.; Holland, J.; Landis, D.; Thies, C.; Tschamtkke, T.; Weisser, W. W.; Winqvist, C.; Woltz, M.; Bommarco, R. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v. 221, p.198–204. 2016.
- Rusch, A.; Valantin-Morison, M.; Sarthou, J.P.; Roger-Estrade, J.P. 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. *Advances in Agronomy*, 109: 219–260.
- Sisk, T.D.; Haddad, N.M.; Ehrlich, P.R. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications*, 7: 1170–1180.
- Straub, C. S.; Simasek, N. P.; Dohm, R.; Gapinski, M. R.; Aikens, E. O.; Nagy, C. 2013. Plant diversity increases herbivore movement and vulnerability to predation. *Basic and Applied Ecology*, 15: 50–58.
- Tejat, S.; Teffan, I.; Ruess, A.; Carstent, H. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscape. *Ecological Applications*, 12: 354–363.
- Tschamtkke, T.; Steffan-Dewenter, I.; Kruess, A.; Thies, C. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research*, 17: 229–239.
- Tschamtkke, T.; Tylianakis, J.M.; Rand, T.A.; Didham, R.K.; Fahrig, L.; Batáry, P. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes – eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87: 661–685.
- Tuck, S.L.; Winqvist, C.; Mota, F.; Ahnström, J.; Turnbull, L.A.; Bengtsson, J. 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51: 746–755.

- Vandermeer, J. 1989. The ecology of intercropping. Cambridge. Cambridge University Press. 248 p.
- Vandermeer, J.; Carvajal, R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *American Naturalist*, 158: 211-220.
- Vandermeer, J; Perfecto, I. 1995. Breakfast of biodiversity: the truth about rainforest destruction. Oakland. *Food First Books*. 207p.
- Vandermeer, J.; Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. *Conservation Biology*, 21: 274-277.